Cycle des matériaux de construction des termitières d'humivores en savane au Shaba méridional (Zaïre)

Komanda ALONI & Jacques SOYER

Aloni, K. & Soyer, J. 1987. Cycle des matériaux de construction des termitières d'humivores en savane au Shaba méridional (Zaïre). *Revue Zool. afr.* 101: 329-357.

Deux sites de groupements denses de termitières (3.800 - 5.200 ha^{-1}) édifiées principalement par *Cubitermes* en savane de dégradation anthropique, sont décrits dans les environs de Lubumbashi. La dynamique des constructions épigées a été observée pendant 6 ans. Les effets de l'érosion pluviale entrainent des pertes annuelles d'environ 3 t. ha^{-1}. Les remontées de terre sont très variables et s'élèvent annuellement en moyenne à 3,2 et 5,9 t. ha^{-1}. La période d'édification des nouvelles termitières se situe dans les premiers mois de la saison des pluies et s'effectue généralement à un rythme très rapide. Un schéma global de l'évolution des constructions épigées est proposé. Dans les conditions actuelles, l'activité constructrice des termites humivores représente le brassage d'une couche de terre de 20 à 37 cm par millénaire, contribuant ainsi significativement au recyclage des formations superficielles du sol.

Building material cycle of humus-eating termites in savanna in southern Shaba (Zaïre). - Two sites of dense small termitaria (3800 - 5200.ha^{-1}), mainly erected by *Cubitermes*, were studied during six years. The annual erosion rate by rainsplash is about 3 t. ha^{-1} annually. The building of new termitaria generally occurs in a few days at the beginning of the rainy season. A general model of termitaria evolution is proposed. A building activity by humus-eating termites similar to that under present conditions would mean a bioturbation of 20 to 37 cm earth layer in 1000 years, contributing very significantly to the turnover of soil cover in the region.

Key words: Isoptera, *Cubitermes*, termitaria bioturbation, soil (tropical), rainsplash.

Komanda Aloni, Département de Géographie, Faculté des Sciences, Université de Lubumbashi, B.P. 1825, Lubumbashi, Zaïre. - Jacques Soyer, Laboratoire de Géomorphologie intertropicale, Université de Liège, place du XX Août, 7, B-4000 Liège, Belgique.

INTRODUCTION

Dans certaines régions tropicales, l'activité des termites entraine la remontée de quantités importantes de terre affectant certaines unités pédologiques. Les données sur le volume de matériel utilisé par les termites pour la construction de leurs nids épigés de même que sur la vitesse d'érosion et de régénération des termitères sont encore très fragmentaires. Le Shaba, qui se caractérise par une abondance remarquable de termitières, offre un domaine d'investigation très favorable à l'étude de ces aspects de la bioturbation.

Dans cette région, deux types principaux de termitières épigées se rencontrent:

– **des hautes termitières** érigées par des Macrotermitinae. Ces tumuli, d'un volume moyen de 450 m^3 (Sys, 1957), pourraient avoir été construits par *Macrotermes subhyalinus* (Rambur), *M. bellicosus* (Smeathman) ou *M. falciger* (Gerstacker) (Pullan, 1979). Toutefois, d'après Goffinet (1973, 1975), le principal constructeur serait l'espèce lignivore *M. falciger,* qui serait actuellement la plus active dans les divers écosystèmes forestiers de la région. La densité des tumuli varie entre 1 et 5 par hectare (Aloni *et al.* 1981), en fonction

directe de la teneur en argile des sols ferrallitiques (Sys, 1961); ces termitières occupent de 4,3 à 7,8 % de la surface totale du terrain (Sys, 1957, 1961) et leurs matériaux uniformément étalés représenteraient, dans les environs de Lubumbashi, une couche de 4,5 cm d'épaisseur (Jottrand & Detilleux, 1959).

- **des petites termitières** particulièrement nombreuses en savane. Des densités supérieures à $5000.ha^{-1}$ sont fréquentes, en sorte que Bouillon (1958) qualifie ces groupements denses de "champs" de termitières. Ces constructions sont érigées par diverses espèces de termites, principalement humivores, où domine le genre *Cubitermes.*

Sur base d'observations étalées sur six ans (1978-1984) dans des parcelles expérimentales de sites de savane, la présente étude concerne uniquement les petites termitières et comporte les aspects suivants:

1) une description des champs de termitières permettant notamment d'évaluer la quantité de terre immobilisée à un moment déterminé dans les constructions épigées;
2) les modalités de la destruction des termitières par l'érosion pluviale;
3) la quantité de matériaux prélevés annuellement par les termites dans les horizons pédologiques et transformés en termitières, ainsi que le rythme auquel ces mouvements de construction ont lieu.

L'ensemble de ces données conduit ainsi à un bilan, au moins approximatif, des matériaux mis en œuvre par certains termites humivores dans leurs nids épigés. Les observations permettent aussi d'élaborer un schéma général de la dynamique des petites termitières dans le cadre du recyclage permanent des matériaux superficiels du sol.

SITES D'ÉTUDE

Les parcelles étudiées ont été choisies dans deux champs de termitières, à Kasangili et à Luiswishi, situés respectivement à 15 et à 28 km au NE de Lubumbashi (fig. 1).

Les aspects écologiques de Luiswishi ont été traités par Goffinet (1973, 1975, 1976) en ce qui concerne les termites et par Malaisse (1973, 1976 et 1978) en ce qui concerne la végétation. En savane arborée, le nombre des termites s'élève à 20-25 millions d'individus.ha^{-1} représentant en moyenne 209 kg.ha^{-1} de poids frais et 70 kg.ha^{-1} de poids sec. Le genre *Cubitermes,* comprenant au moins six espèces, constitue 70 à 80 % de la population (17.10^6 individus.ha^{-1}) et 80 à 90 % du poids total de la biomasse des Arthropodes édaphiques. La densité des termitières à Luiswishi s'élève d'après Goffinet (1976) à $5210.ha^{-1}$, dont 36,3 % sont abandonnées. Les termitières occupent au sol une surface de 104 $m^2.ha^{-1}$ (environ 1 % du terrain).

La végétation des savanes de dégradation anthropique de Luiswishi et de Kasangili est constituée essentiellement de *Loudetia simplex,* en une formation plus dense à Luiswishi qu'à Kasangili. Ces savanes sont dévastées chaque année par le feu.

Les sols sont ferrallitiques, acides (ph 5-5,6) et lessivés. A Luiswishi, ils sont épais (2 m au moins), argileux (près de 50 % du matériel inférieur à 2 µm), ocre-jaune (7,5 YR 3/3 à 5/8 à l'état sec) et bien drainés. Ces sols sont dérivés de schistes précambriens du Kundelungu supérieur. A Kasangili par contre, les sols ont une texture plus grossière; ce sont des limons argileux (moins de 35 % de matériel inférieur à 2 µm), grisâtres à l'état sec (10 YR 8/2), reposant sur une cuirasse latéritique en voie de démantèlement, située à environ 40 cm de profondeur.

Cette cuirasse affleure en plusieurs

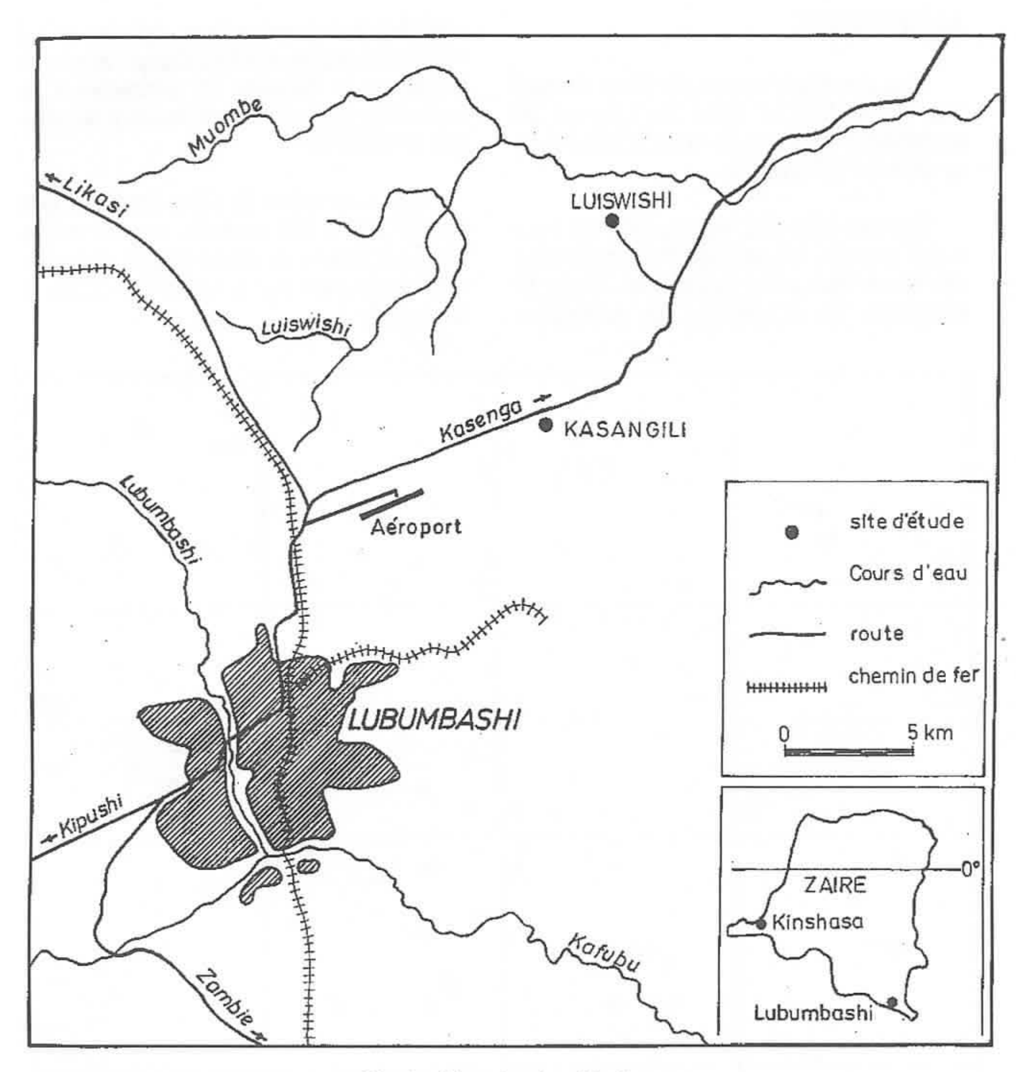


Fig. 1. - Carte des sites d'étude.

endroits sous forme de dalle ou d'amas de blocs sur lesquels les termites n'hésitent pas à édifier leurs constructions. Suite à la présence de cette cuirasse, les eaux stagnent en pleine saison des pluies et l'humidité s'y maintient plus longtemps.

Le climat de la région, du type Cw de Köppen (Bultot, 1950), est caractérisé par une saison des pluies de novembre à mars, une saison sèche de mai à septembre et deux mois, de transition, avril et octobre. D'après les données du pluviographe Fuess installé à Luiswishi, les saisons des pluies au cours de l'étude ont totalisé 947,7 mm (1979-80), 776,7 mm (1980-81), 1.403,1 mm (1981-82), 1.318,7 mm (1982-83) et 936,8 mm (1983-84). La température moyenne annuelle est de 20°C dans les environs de Lubumbashi (Leblanc & Malaisse, 1978).

MÉTHODES

Des parcelles carrées de 20 m de côté ont été délimitées dans les champs de termitières à raison de trois à Luiswishi et de deux à Kasangili.

Dans chaque site, une parcelle de base a été choisie, où un plan de localisation des termitières a été dressé (fig. 2) par la technique du carroyage. Un inventaire complet des constructions épigées a été réalisé au moins une fois chaque année en mesurant la hauteur, le périmètre à la base et le périmètre à mi-hauteur de chaque termitière.

Une estimation de l'état d'activité des termitières a été réalisée en novembre 1978 en brisant la partie épigée des nids dans deux parcelles à Luiswishi et une à Kasangili.

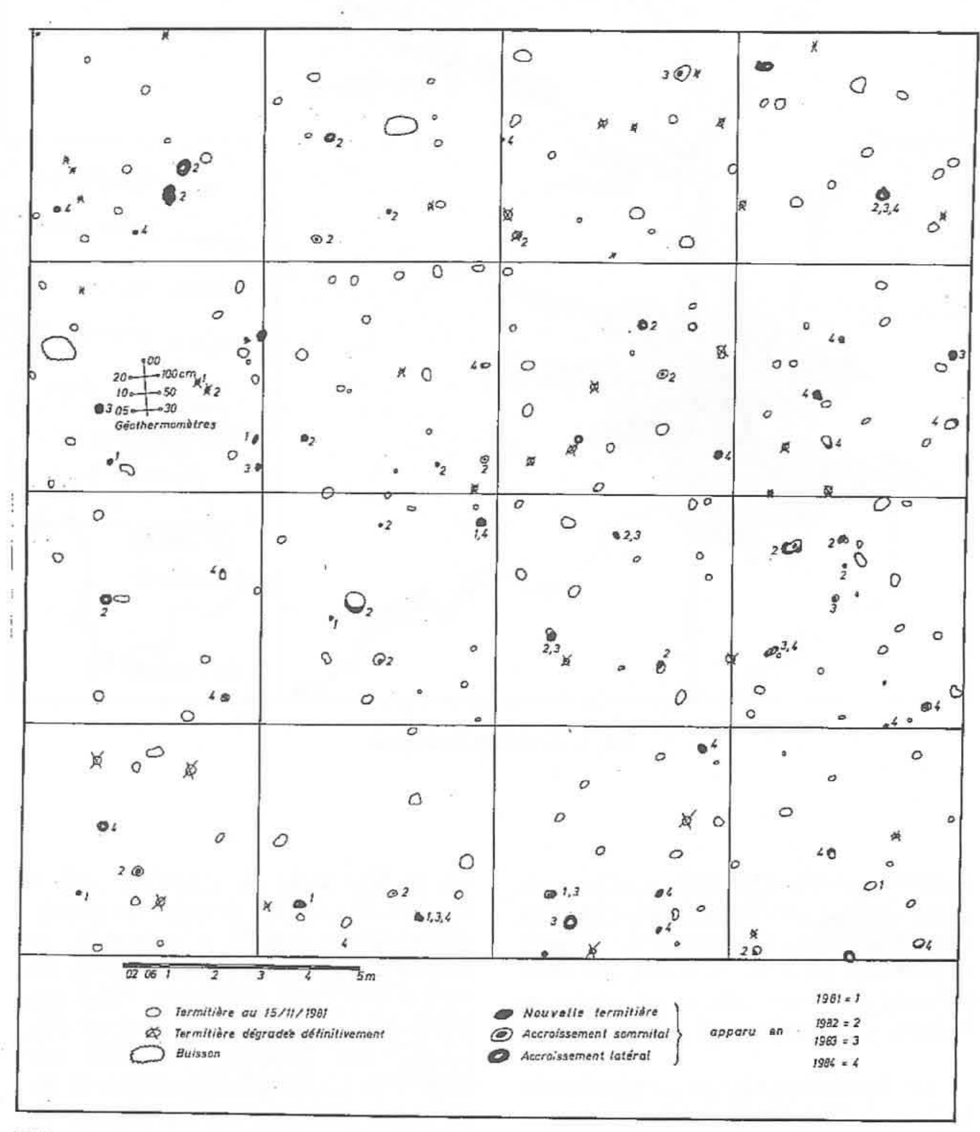


Fig. 2. - Emplacement des termitières dans une parcelle de 400 m² à Luiswishi au 15 novembre 1981 et changements intervenus jusqu'en 1984.

Six catégories d'activité de nulle à très forte ont été retenues:

1) nulle (n): pas de termites visibles dans le nid ou bien termitières occupées par les fourmis;
2) très faible (tf): moins d'une centaine de termites dans le nid épigé;
3) faible (f): quelques centaines de termites présents avec un maximum d'un millier d'individus;
4) moyenne (m): quelques milliers de termites;
5) forte (F): de l'ordre d'une dizaine de milliers de termites;
6) très forte (TF): au-delà de 20.000 termites environ.

L'inventaire ainsi réalisé ne fournit cependant qu'un aperçu du niveau réel d'activité des termitières puisque l'occupation épigée varie sensiblement en fonction du moment d'observation, des conditions météorologiques et du stade d'évolution des colonies.

L'érosion relative des termitières a été évaluée d'une manière qualitative par l'état de dégradation d'un film de peinture qui a été vaporisé en novembre 1978 sur toutes les termitières des parcelles de base, en juillet 1981 sur les termitières nouvelles et les adjonctions recouvrant les anciennes constructions et en octobre 1982 sur les termitières nouvelles et les adjonctions des 15 mois antérieurs. Un choix de couleurs contrastées (vert, orange, blanc) soulignait ces marquages chronologiques.

Six catégories d'érosion ont été distinguées:

1) nulle (n): pas de dégât visible; peinture uniformément conservée;
2) très faible (f): mise en relief des grains grossiers incorporés dans la construction; peinture enlevée sur 10 % au maximum du sommet de la termitière;
3) faible (f): enlèvement de la peinture sur une surface comprise entre 10 et 30 % du sommet de la termitière;
4) moyenne (m): film de peinture enlevé sur 30 à 60 % de la surface sommitale et très partiellement sur les flancs de la termitière;
5) forte (F): disparition de la peinture sur 60 à 80 % de la surface sommitale et modérément sur les flancs de la termitière;
6) très forte (TF): enlèvement de la peinture sur 80 à 100 % du sommet et assez largement sur les flancs de la termitière.

En outre, une évaluation quantitative de l'érosion a été tentée par deux approches complémentaires:

1) comptage des termitières réduites annuellement à l'état de "socles", c'est-à-dire presqu'entièrement nivelées par l'érosion pluviale;
2) bilan annuel de la somme des hauteurs des termitières, en excluant les nouvelles termitières et les socles.

Les remontées de terre par les termites ont été établies par comptage dans les parcelles de base des termitières nouvelles et par évaluation des adjonctions mesurables sur les anciennes constructions. Ces apports ont été convertis en termitières "standards", dont les dimensions correspondent aux valeurs moyennes trouvées dans chaque site en novembre 1978.

L'évolution temporelle dans la contruction des nouvelles termitières a été précisée grâce aux observations effectuées dans trois parcelles supplémentaires de 50 m sur 50 m à Luiswishi d'octobre 1982 à avril 1983. Les nouvelles constructions ont été repérées dès le premier jour du stade épigé; leurs dimensions ainsi que les modifications journalières ont été ensuite notées.

RÉSULTATS

Description des champs de termitières

Les résultats de l'inventaire exhaustif en novembre 1978 des cinq parcelles de Luiswishi et de Kasangili sont repris dans le tableau 1.

Tableau 1. - Caractères des champs de termitières à Luiswishi et Kasangili en novembre 1978.

Site	LUISWISHI				KASANGILI		
Parcelle	a	b	c	Moyenne	a	b	Moyenne
Nombre de termitières	220	197	203	207	173	128	151
Densité ha^{-1}	5500	4925	5075	5167	4325	3200	3762
Hauteur moyenne (en cm)	16,0	15,7	16,0	15,9	23,2	19,5	21,4
± écart-type	± 6,2	± 6,5	± 5,6	± 6,1	± 8,7	± 8,9	± 8,8
Périmètre moyen à mi-hauteur (en cm)	49,1	55,9	58,2	54,4	63,6	61,8	62,7
± écart-type	± 15,2	± 16,7	± 15,2	± 15,7	± 28,0	± 29,0	± 28,4
Poids moyen d'une construction épigée (en kg)	- -	4,9	4,5	4,7	- -	7,4	- -
± écart-type		± 3,9	± 3,1	± 3,5		± 9,2	
Poids total (en $t.ha^{-1}$)	- -	24,1	22,8	24,3	- -	23,7	- -
Volume total (en $m^3.ha^{-1}$)	- -	15,0	14,3	15,2	- -	14,8	- -
% terrain occupé par les termitières	1,1	1,3	1,4	1,2	1,4	1,0	1,2

Tableau 2. - Fréquence (%) des termitières selon leur forme (d'après les relevés de novembre 1978).

Site	Parcelle	FORME			
		conique	subcylindrique	en massue	en dôme
LUISWISHI	a	46,5	52,5	0,5	0,5
	b	37,9	58,4	2,6	1,1
	c	41,9	52,4	2,4	3,3
KASANGILI	a	53,2	42,2	2,4	2,2
	b	61,3	31,3	2,3	5,1

Tableau 3. - Fréquence (%) de l'état d'activité des termitières à Luiswishi et Kasangili en novembre 1978.

Site	Parcelle	ACTIVITE						Total
		TF	F	m	f	tf	n	
LUISWISHI	b	26,9	14,1	10,9	20,5	8,3	19,2	100
	c	26,7	17,8	11,5	15,7	14,7	13,6	100
KASANGILI	c	15,5	12,4	7,7	14,7	20,2	29,6	100

(Activité: TF: très forte; F: forte; m: moyenne; f: faible; tf: très faible et n: nulle).

Nos comptages confirment à Luiswishi la densité moyenne d'environ 5.200 termitières à l'hectare avancée par Goffinet (1976). Par contre, à Kasangili, la densité est seulement de l'ordre de 3.800 termitières par hectare.

Les dimensions des termitières varient également selon les sites. A Kasangili, les termitières sont plus hautes et plus grosses qu'à Luiswishi. De la sorte, le poids total des constructions épigées ainsi que la surface qu'elles occupent au sol sont sensiblement les mêmes dans les deux sites, soit environ 24 $t.ha^{-1}$ et 120 $m^2.ha^{-1}$ (1,2 % du terrain).

A titre de comparaison, les constructions de *Trinervitermes geminatus* (Sjostedt) au Burkina (Roose, 1981) couvrent de 0,5 à 0,8 % du terrain avec 6 à 9 $t.ha^{-1}$ de matières minérales. D'après Maldague (1964), les termitières de *Cubitermes fungifaber* (Sjostedt) représentent 17 $t.ha^{-1}$ à Yangambi. Quant aux termitières de *Cubitermes pretorianus* (Silvestri) au N Transvaal, elles occupent seulement 0,05 à 0,35 % de la surface et immobilisent à peine 2,0 à 2,6 t de $terre.ha^{-1}$ (Ferrar, 1982b).

Il ressort du tableau 2 que les formes dominantes sont coniques et subcylindriques, avec une majorité de coniques à Kasangili et de subcylindriques à Luiswishi.

En ce qui concerne l'activité des termites, le tableau 3 fait apparaître que 44 à 48 % des constructions à Luiswishi montrent un état d'activité faible à nulle. Cette donnée est à rapprocher de l'observation de Goffinet (1976), qui notait qu'à Luiswishi 36,3 % des termitières étaient "abandonnées", c'est-à-dire avec une population inférieure à 1.000 individus, selon la classification de cet auteur.

L'état d'activité est encore plus réduit à Kasangili où 65 % des termitières sont classées dans les catégories d'activité inférieure à la moyenne. On a même observé que 50 % des termitières ne contiennent pas de termites du tout ou moins d'une centaine.

Le tableau 4 précise la nature des occupants au début de la période d'observation. Les termites humivores sont dominants à Luiswishi, mais contrairement aux observations de Goffinet (1976), nous avons relevé la présence de termites fourrageurs du genre *Trinervitermes* dans 9,5 et 12,1 % des cas, très souvent en cohabitation avec les humivores. A Kasangili aussi les termites fourrageurs ont été observés dans 12,5 % des nids manifestement édifiés par *Cubitermes* mais comme seuls occupants dans trois-quart de ces cas.

Il apparait ainsi après cette analyse de champs de termitières que malgré des différences sensibles du nombre, de la taille et du volume des constructions épigées comme de l'activité et de la composition spécifique des termites, le poids des terres incorporées dans les petites termitières atteint des valeurs importantes dans certaines savanes du Shaba. Avec 24 $t.ha^{-1}$ dans les cas étudiés et en admettant un poids spécifique de 1,6, cela représenterait une couche uniforme de terre de 1,5 mm d'épaisseur.

ÉROSION DES TERMITIÈRES

La pluie s'est avérée le principal agent d'érosion et de dégradation des petites termitières.

Lors de la construction initiale, la surface externe des termitières est relativement lisse. Par la suite, l'impact des gouttes de pluie (splash) rend cette surface rugueuse, car les particules grossières, quartzeuses ou latéritiques, qui constituent jusqu'à 15-20 % (Aloni, 1975) du matériau de construction, sont progressivement mises en relief. Bien que difficilement quantifiable par les méthodes utilisées, le splash opère donc, dans un premier temps, l'élimination sélective des particules fines superficielles qui cimentent les agrégats et les granules.

Tableau 4. - Répartition (en %) du type d'occupation des termitières en novembre 1978.

Site	Parcelle	Termites				Fourmis	Pas d'occupant
		humivores	fourrageurs	humivores + fourrageurs	sp. inquilines diverses		
LUISWISHI	b	65,1	1,3	9,5	8,3	1,0	14,8
	c	65,3	1,0	11,1	9,6	0,4	12,6
KASANGILI	b	39,0	9,4	3,1	20,3	6,2	21,9

Les observations ont en outre fait apparaître que l'érosion pluviale affectait principalement le sommet des termitières. L'énergie cinétique des gouttes y occasionne en effet le maximum de dégats. Le sommet originellement bombé a tendance à s'aplanir et l'érosion s'accélère en raison de l'architecture alvéolaire de l'intérieur, qui retient l'eau de pluie. A ce stade, l'impact des gouttes de pluie peut détacher parfois des agrégats centimétriques. La hauteur des termitières est réduite progressivement jusqu'à l'état de "socle".

L'observation en 1984 de l'état d'érosion selon les trois marquages de peinture a mis en évidence la vitesse relative de l'érosion. A Luiswishi, tous les sommets encore visibles des termitières qui furent peintes en 1978, sauf 0,9 % appartenaient à la catégorie d'érosion maximale. A Kasangili, les termitières paraissent avoir résisté un peu mieux puisque 90,8 % des vieilles termitières repérées en 1978 et dont le sommet était encore visible en 1984 avaient évolué jusqu'au stade d'érosion maximale.

Par ailleurs, en trois ans, la peinture appliquée en 1981 avait disparu sur plus de 80 % de la surface sommitale des termitières dans 64,0 % des cas à Luiswishi et 52,3 % à Kasangili. Par contre la peinture vaporisée 15 mois avant la fin des observations était encore très bien conservée dans les deux sites, aucun cas d'érosion très forte n'étant relevé à Luiswishi et seulement 1,6 % à Kasangili.

De manière générale, les petites termitières des savanes du Haut-Shaba ne résistent donc bien aux agents météoriques que pendant une ou deux saisons des pluies. L'érosion progresse ensuite rapidement en sorte que, s'il n'y a pas d'adjonctions, le revêtement des sommets a le plus souvent totalement disparu après six ans.

Dans le détail, une grande variabilité de conservation des termitières peut cependant s'observer. Comme les matériaux de construction contiennent à l'état frais environ 25 % d'eau (par rapport au poids sec), ils sont initialement très vulnérables. Nous avons ainsi observé ces cas extrêmes où de nouvelles termitières ou bien des adjonctions étaient complètement détruites par une forte pluie survenant quelques heures après la construction. Toutefois le matériau cimenté par les termites sèche assez vite et durcit suffisamment au cours d'une journée sans pluie pour résister à l'impact des pluies ultérieures.

Du fait des ajoutes diverses, la répartition selon leur degré d'érosion relative des termitières recouvertes d'un film de peinture (tableau 5) varie sensiblement d'une année à l'autre. A Kasangili, on observe bien une tendance à l'accroissement de la proportion de termitières très fortement érodées. Par contre, la situation est différente à Luiswishi. Nous y avons observé plus souvent des cas de termitières au sommet totalement aplani, rangées dans la catégorie d'érosion très forte, que les termites coiffaient ensuite d'une tourelle, dont le revêtement ne montrait lors de l'inventaire suivant qu'une érosion nulle ou très faible. Il est apparu que l'état de dégradation, même très avancé, des termitières ne permettait pas d'écarter la possibilité de reconstructions plus ou moins importantes.

En raison de ces ajoutes éventuelles à la construction initiale, il est donc difficile de mesurer exactement le volume des pertes successives affectant les termitières. Le relevé annuel des termitières qui aboutissent à l'état de "socle" fournit cependant une première indication sur le nombre de termitières qui paraissent atteindre le stade ultime de destruction. D'après les données du tableau 6, on constate de fortes variations d'une année à l'autre. Toutefois, en se basant sur les valeurs moyennes, on a pu évaluer de cette manière les pertes annuelles à Luiswishi à environ 1,3 $t.ha^{-1}$ et 1,1 $t.ha^{-1}$ à Kasangili.

Une approche complémentaire s'appuye sur la variation interannuelle des hau-

Tableau 5. - Évolution (en %) de l'état d'érosion des termitières de 1980 à 1984.

a : L U I S W I S H I							
	TF	F	m	f	tf	n	Total
1980	69,3	12,3	4,4	3,5	1,3	9,2	100
1981	78,7	3,2	2,3	0,2	0,5	15,1	100
1982	73,3	4,1	2,8	4,2	12,8	2,8	100
1983	73,3	2,2	3,1	5,2	7,3	8,9	100
1984	75,5	2,3	5,0	2,3	4,1	6,8	100

b : K A S A N G I L I							
	TF	F	m	f	tf	n	Total
1980	11,0	15,7	13,6	16,8	4,7	38,2	100
1981	21,6	12,3	12,8	9,9	14,6	28,7	100
1982	31,1	11,4	18,6	19,2	13,2	6,4	100
1983	52,6	13,7	11,1	6,1	3,9	13,4	100
1984	58,4	3,1	9,7	5,1	5,1	18,6	100

(Érosion: TF: très forte; F: forte; m: moyenne; f: faible; tf: très faible et n: nulle).

Tableau 6. - Termitières réduites annuellement au stade ultime d'érosion (état de "socle") dans les parcelles de 20 m sur 20 m.

Site		1981	1982	1983	1984	Moyenne $ha^{-1}.an^{-1}$
LUISWISHI	nombre	16	24	19	9	275
	poids en kg	75,2	112,8	89,3	42,3	1332
KASANGILI	nombre	5	9	14	8	130
	poids en kg	37,0	66,6	103,6	59,2	1110

Tableau 7. - Pertes en terre évaluées par la variation des hauteurs des termitières inventoriées en novembre 1978.

	LUISWISHI			KASANGILI		
	Somme des hauteurs (en cm)	Variation annuelle des hauteurs (en cm)	Equivalent termitière	Somme des hauteurs (en cm)	Variation annuelle des des hauteurs (en cm)	Equivalent termitière
1978	3522	- -	- -	4054	- -	- -
1979	3299	- 338	- 21	3699	- 829	- 39
1980	3486	- 91	- 6	4123	- 4	- 0,2
1981	3467	- 451	- 28	5080	+ 450	+ 21
1982	3563	- 214	- 13	4751	- 638	- 30
1983	3553	- 263	- 16	4782	- 542	- 25
1984	3707	- 107	- 7	5073	+ 51	+ 2
Moyenne annuelle par parcelle			- 15,2			- 11,8
Moyenne annuelle par hectare			380			295
Poids moyen annuel en $kg.ha^{-1}$			1786			2183

teurs des anciennes termitières, en excluant les nouvelles termitières et les socles (tableau 7). Dans ce cas également on constate des variations considérables d'une année à l'autre. Toutefois, sur base des valeurs moyennes, les pertes annuelles dans ce cas seraient d'au moins 1,8 $t.ha^{-1}$ à Luiswishi et 2,2 $t.ha^{-1}$ à Kasangili. Ces quantités sont certainement sous-estimées puisqu'il aurait fallu pouvoir déduire chaque fois les éventuels accroissements sommitaux. Dans la pratique, la hauteur de ces accroissements est malaisé à déterminer car le contact entre l'ancien sommet de la termitière et l'adjonction sommitale est souvent masqué par des placages latéraux. C'est ainsi qu'il est arrivé certaines années, comme à Kasangili en 1981 et en 1984, que la variation interannuelle des hauteurs soit positive, c'est-à-dire que les adjonctions sommitales ont dépassé les ablations des sommets.

Quoi qu'il en soit, les pertes évaluées par réduction complète des termitières jusqu'à l'état de socle et par réduction partielle des hauteurs s'élèvent au total à au moins 3 $t.ha^{-1}$ par an tant à Luiswishi qu'à Kasangili. Cela signifie qu'en l'absence de toute réfection des anciennes termitières et de toute nouvelle édification, un poids comparable à celui de la situation initiale, soit 24 $t.ha^{-1}$, serait enlevé par érosion pluviale en environ huit ans. Cela représenterait une ajoute annuelle d'une couche uniforme de sol de l'ordre de 0,20 mm.

CROISSANCE DES TERMITIÈRES

Les champs de termitières se modifient par des activités de constructions qui se traduisent par:

1) l'apparition de nouvelles termitières;
2) des adjonctions sur des termitières anciennes;
3) des placages plus ou moins épais sur les flancs.

NOUVELLES TERMITIÈRES

Après une phase hypogée, de durée mal connue, les ouvriers issus du couple royal formé lors de l'essaimage dressent un édifice généralement en forme de tourelle.

D'après les observations faites pendant un an à Luiswishi, les activités de construction sont strictement saisonnières. Les nouvelles termitières apparaissent avec les premières puies d'octobre, mais leur nombre s'accroit essentiellement pendant le mois de novembre (fig. 3); 77 % des termitières sont édifiées durant cette période dans un intervalle de 30 jours. La période de construction s'achève déjà au début de décembre.

Ainsi la phase principale des constructions coincide avec le début de la saison des pluies, dès que le taux d'humidité des horizons superficiels du sol dépasse environ 20 % (fig. 3).

Ce caractère saisonnier de l'activité de construction des *Cubitermes* comme des *Trinervitermes* et d'*Amitermes* a déjà été soulignée notamment par Bodot (1967b) en Côte-d'Ivoire. Cet auteur a observé que le cycle de construction coincide avec celui des précipitations et attribue ce fait à l'importance de la teneur en eau des couches superficielles du sol pour la mise en œuvre du matériel de construction. Sands (1965) arrivait à des conclusions semblables à propos du genre *Trinervitermes* au Ghana et au Nigéria.

A Luiswishi, l'absence de construction pendant la pleine saison des pluies ou la phase finale de cette période indique que le rythme des constructions est en outre commandé par d'autres facteurs d'origine notamment biologique (p. ex. présence de nymphes de sexués).

Les dimensions atteintes par les nouvelles termitières aussi bien le premier jour de la construction qu'à la fin de la période d'édification dans les premiers mois de la saison des pluies varient considérablement (fig. 4). En une journée, la hauteur peut atteindre de 1 à 29 cm et le périmètre à la base de 17 à 75 cm. A la fin de la période de construction, les hauteurs se répartissent entre 5 et 39 cm et les périmètres à la base entre 25 et 98 cm.

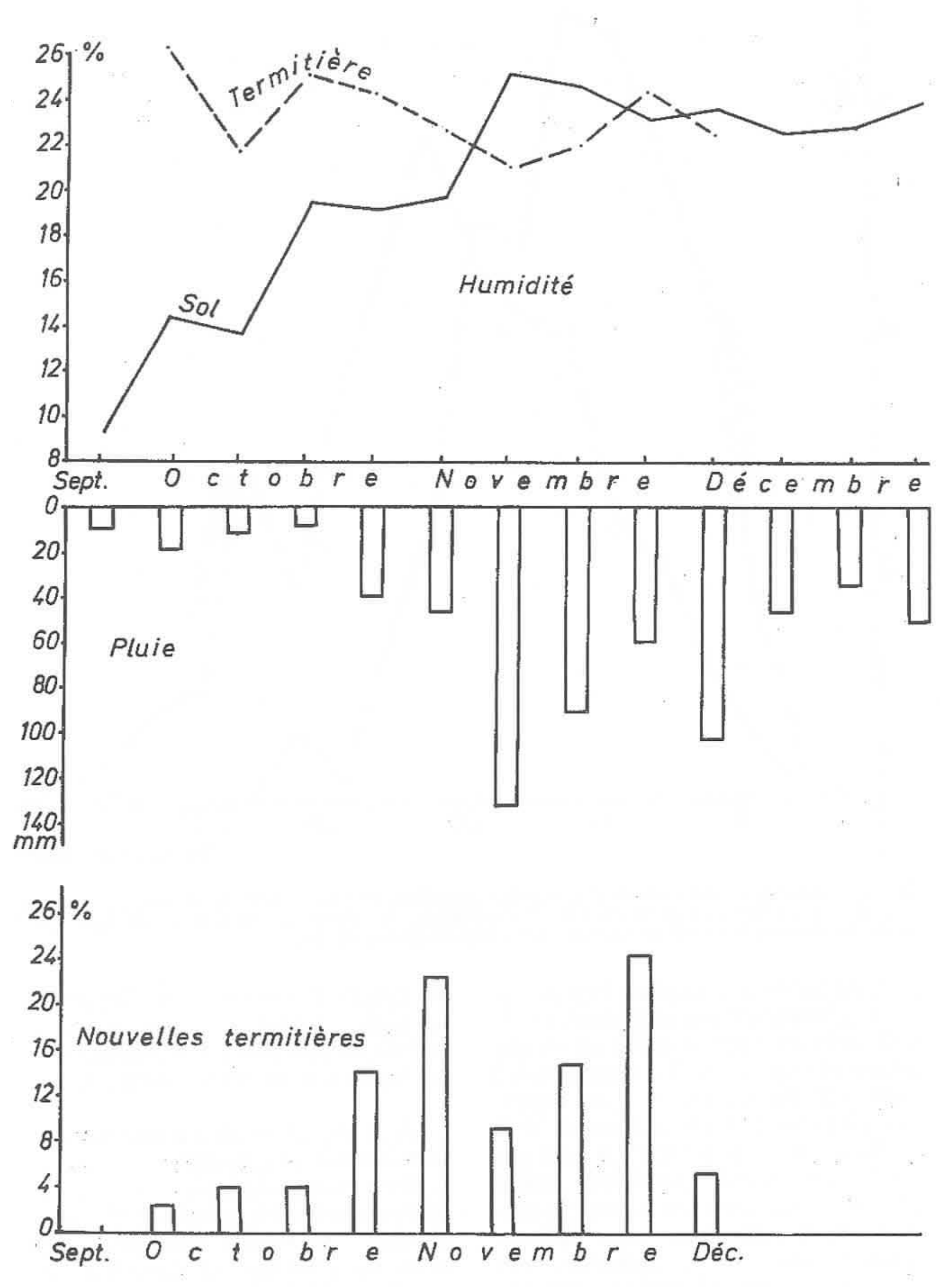


Fig. 3. - Variations de l'humidité du sol (moyenne des valeurs de 5, 10 et 20 cm de profondeur) et des matériaux des termitières en construction (partie supérieure de la fig.), en relation avec les totaux pluviométriques hebdomadaires (partie centrale de la fig.) influençant le nombre de nouvelles termitières, qui sont construites uniquement pendant les premiers mois de la saison des pluies (partie inférieure de la fig.). Ces données se rapportent à une parcelle de 2.500 m² à Luiswishi obervée journellement de fin septembre à début décembre 1981.

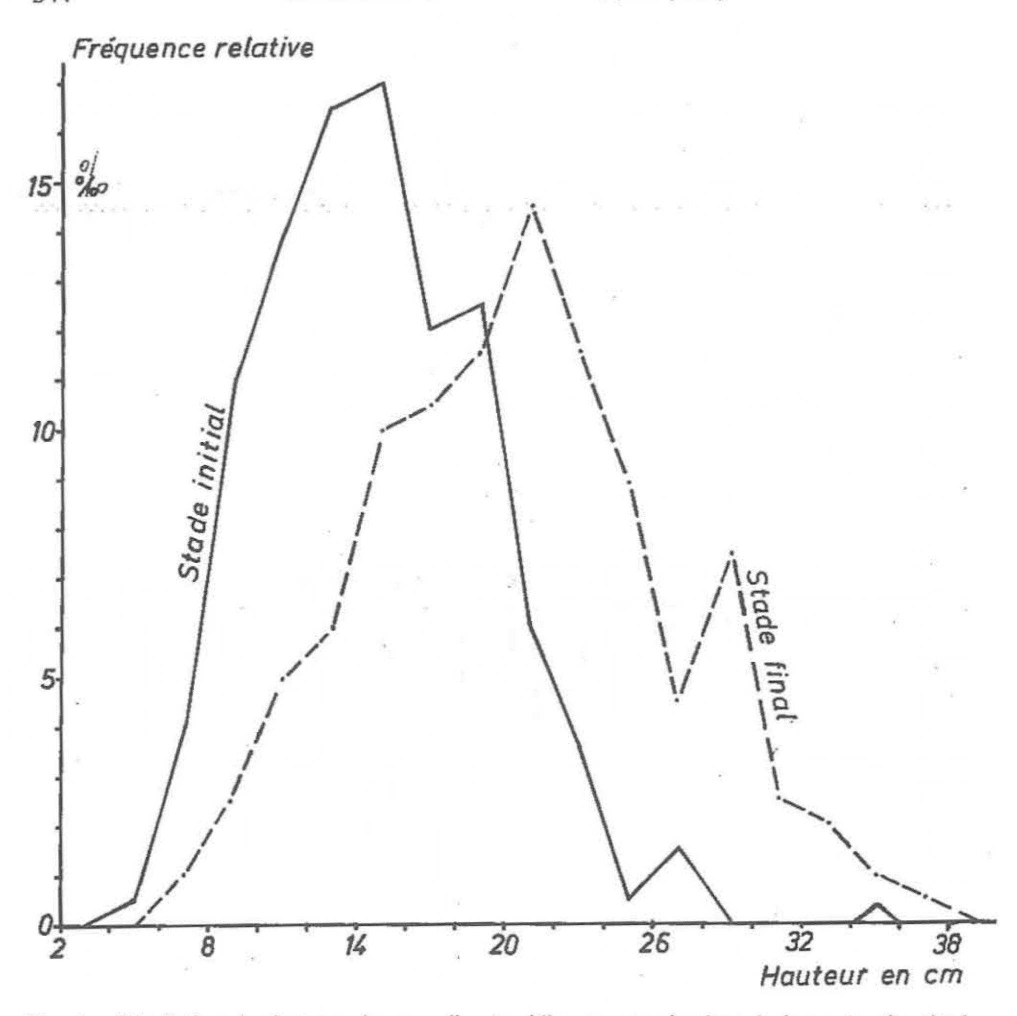


Fig. 4. - Distribution des hauteurs des nouvelles termitières au premier jour de la construction (stade initial) et à l'achèvement de la période de construction des nouvelles termitières (stade final). Les données concernent la parcelle de Luiswishi observée journellement en 1981.

Contrairement à la phase hypogée de durée relativement longue (Grassé, 1949), celle de la construction épigée est généralement très rapide : 33 % des termitières à Luiswishi avaient atteint leurs dimensions définitives en un seul jour et 19 % en deux jours (tableau 8). C'est ainsi que 76 % des nouvelles termitières étaient achevées dans leur phase initiale de construction en quatre jours. On a d'ailleurs constaté que 14 % seulement des termitières avaient été édifiées en plus de 10 jours. Des durées de l'ordre du mois existent, mais sont exceptionnelles, puisqu'elles ne concernent que 1,5 % des cas. Par cette stratégie, les termites limitent les risques de destruction de l'habitat par les pluies, d'autant plus que pendant la période de construction la succession de quelques jours sans pluie n'est pas rare.

A Luiswishi, la hauteur moyenne des termitières de première génération est de 21,6 cm avec un écart-type de 6 cm et le périmètre moyen à la base de 50 cm (± 57 cm). Ces valeurs sont proches de celles mesurées lors de l'inventaire exhaustif de 1978. Cela signifierait donc que la majorité des termitières atteindraient leurs dimensions normales dès la première année de leur mise en place.

Tableau 8. - Répartition (en %) des nouvelles termitières selon la durée de leur période de croissance à Luiswishi d'octobre à décembre 1981.

DURÉE (en jours)	Fréquence relative	Fréquence cumulée
1	33,0	33,0
2	19,0	52,0
3	11,4	63,4
4	12,6	76,0
5	2,5	78,6
6	2,6	81,2
7	2,6	83,8
8	1,5	85,4
9	0,7	86,1
10	0,0	86,1
11	2,0	88,1
12	1,3	89,4
13	2,5	91,9
14	1,5	93,4
15	2,4	95,8
16	0,5	96,3
17	1,2	97,5
18	1,0	98,5
≥ 19	1,5	100,0

En ce qui concerne le rythme de croissance, on constate (tableau 9) que 86 % des termitières ont atteint la hauteur moyenne générale en deux phases au plus de construction. Le rythme de croissance des termitières semble directement influencé par la date de déclenchement des activités de construction. Ainsi toutes les termitières érigées en début de saison des pluies ont connu plusieurs phases successives de croissance (tableau 9) séparées par des périodes plus ou moins longues d'inactivité. Cela ne signifie pas que ces termitières atteignent nécessairement les plus grandes dimensions: le coefficient de corrélation est effectivement très faible (r = + 0,14) entre la hauteur des termitières et la durée de développement. Parmi les 38,7 % de termitières précoces qui ont atteint ou dépassé la hauteur moyenne de 21 cm, 25,8 % y sont parvenues après 4 ou 5 phases d'exhaussement qui ont exigé entre 14 et 28 jours. On remarque dans ce lot que 22,7 % des termitières ont au moins doublé la hauteur acquise le premier jour de la construction.

Comme le démontrent les données les données du tableau 10, les termitières dont la construction a démarré plus tard au cours de la saison des pluies n'ont guère augmenté de taille dans la suite. Ainsi, en novembre, 39 % des hauteurs et 45 % des périmètres à la base n'ont plus été modifiés après le premier jour. De même, en décembre, 61 % des hauteurs et 87,5 % des périmètres à la base avaient augmenté de moins de la moitié ou même pas du tout (19 %) par rapport aux dimensions du premier jour.

Tout semble se passer comme si les termites avaient tendance, dès que les conditions de pluviosité et corrélativement d'hydratation du sol sont réunies, à édifier rapidement leur nid épigé, généralement en un petit nombre de phases de construction.

Le tableau 11 consigne les données relatives aux nouvelles termitières dénombrées entre 1980 et 1984. Une très forte variabilité apparaît d'une année à l'autre; le nombre des nouvelles termitières varie du simple au triple à Luiswishi et au quadruple à Kasangili. Parmi les divers facteurs entrant en ligne de compte dans l'apparition de nouvelles termitières, le moment du passage des feux semble bien jouer un rôle important. Nous avons remarqué par exemple que dans des secteurs de savane à Luiswishi, qui avaient subi un feu de brousse particulièrement tardif (10 octobre 1984), il n'y a eu aucune nouvelle construction par les termites durant la saison des pluies 1984-85. On peut penser qu'entre autres effets, la minéralisation accrue de la matière organique réduit sensiblement les réserves alimentaires disponibles. En outre les températures très élevées enregistrées lors du passage des feux tardifs occasionnent probablement des pertes dans les jeunes colonies encore au stade exclusivement hypogé.

Si on additionne les périmètres à la base des nouvelles termitières, on constate (tableau 11) que ce nombre représente annuellement environ 225 termitières standards (c'est-à-dire, rappelons-le, de dimension équivalente à la moyenne des valeurs mesurées au cours du relevé global de 1978) par hectare à Luiswishi et 288 à Kasangili, c'est-à-dire un accroissement en poids d'environ 1,1 $t.ha^{-1}$ par an à Luiswishi et de 2,1 $t.ha^{-1}$ par à Kasangili.

Considéré du point de vue de la dynamique du sol, cela signifierait qu'à l'exclusion des autres processus d'accroissement, il faudrait 10 ans à Kasangili et 20 ans à Luiswishi aux termites pour remonter au-dessus du sol sous forme de nouvelles termitières l'équivalent de 24 tonnes de terre trouvées originellement dans les parcelles. Ces durées fixent bien entendu seulement des ordres de grandeur puisque de nombreux facteurs comme la quantité, l'intensité, la répartition des pluies, le moment du passage des feux, la nature et la densité du couvert végétal etc... influencent l'apparition de nouvelles termitières.

Tableau 9. - Rythme de croissance des termitières à Luiswishi en 1981.

Mois	CROISSANCE sans interruption	CROISSANCE avec interruption	Total	Nombre de PHASES d'ADJONCTION 1	2	3	4	5	Total %
Oct.	20,0	80,0	100	- -	7,5	3,1	3,0	1,5	15,1
Nov.	63,1	36,9	100	25,5	36,9	5,5	0,5	- -	68,4
Déc.	56,6	43,4	100	4,0	12,0	0,5	- -	- -	16,5
				29,5	56,4	9,1	3,5	1,5	100

Tableau 10. - Importance de la modification des dimensions des termitières selon le mois du début de la construction et par rapport à la taille acquise le premier jour (Luiswishi, 1981).

Début de construction		Variation par rapport aux dimensions initiales						Total
		0	< 1/2	1/2	2/3	x 2	x 3	
Octobre	Hauteur	- -	5,1	29,7	9,9	36,3	19,0	100
	Périmètre à la base	- -	61,4	22,1	6,6	9,9	- -	100
Novembre	Hauteur	39,1	30,7	11,6	5,7	12,9	- -	100
	Périmètre à la base	44,8	44,4	4,5	3,8	2,5	- -	100
Décembre	Hauteur	19,0	39,8	19,1	22,1	- -	- -	100
	Périmètre à la base	19,0	68,5	6,3	- -	6,2	- -	100

Tableau 11. - Évolution de la densité par hectare des nouvelles termitières dans les parcelles à Luiswishi et Kasangili.

		1979	1980	1981	1982	1983	1984	Moyenne ± écart-type
Nombre	Luiswishi	n.d.	200	325	425	325	125	280 ± 118
	Kasangili	225	550	925	550	650	300	533 ± 252
Périmètres à la base cumulés (en m)	Luiswishi	n.d.	91	136	165	138	47	115 ± 46
	Kasangili	86	144	286	195	237	161	185 ± 71
Equivalent termitières standards	Luiswishi	n.d.	175	250	325	275	100	225 ± 88
	Kasangili	125	225	450	300	375	250	288 ± 115
Equivalent en kg	Luiswishi	n.d.	823	1175	1528	1293	470	1058 ± 415
	Kasangili	925	1665	3330	2220	2775	1850	2128 ± 850

CROISSANCE DE TERMITIÈRES PRÉEXISTANTES

Les constructions anciennes peuvent s'accroître par l'adjonction de nouvelles parties sous forme de tourelle sommitale coiffant la construction primitive ou bien de tourelle accolée à la base ou bien d'ajoute sur les flancs. Grâce aux mesures des hauteurs et des périmètres, ces adjonctions ont été converties en nombre et poids de termitières standards. A Luiswishi, les adjonctions annuelles mesurables représentent environ 13 termitières standards par parcelle et à Kasangili 8 termitières, soit environ 1,4 $t.ha^{-1}$ par an dans chacun des sites.

Il faut noter que le nombre d'adjonctions sur une termitière ne permet pas de déduire son âge. Il ne se produit pas régulièrement une adjonction chaque année. Par contre des cas de plus d'un accroissement par an ne sont pas rares.

Par ailleurs, sur base des observations effectuées de 1980 à 1984, il apparaît qu'en moyenne 68 nouvelles termitières par hectare sont érigées annuellement sur les socles presqu'arasés d'anciennes termitières. Par mesure des hauteurs et des circonférences, on peut évaluer ce type d'adjonction à environ 317 kg par an à Luiswishi et à 500 kg par an à Kasangili.

PLACAGES SUR LES FLANCS DES TERMITIÈRES

Le dépôt d'une couche de terre, généralement mince, sur une partie ou parfois la totalité des termitières représente ce phénomène de "placage". Il est particulièrement fréquent à Kasangili, où 49,7 % des termitières en ont été en moyenne affectées pendant la période de 1980 à 1984.

Par contre, à Luiswishi, ce phénomène ne représente en moyenne que 9,6 %.

Les mesures des apports de terre sous forme de placage comportent une marge d'incertitude trop élevée pour être intégrées valablement dans des bilans, ce qui entraîne évidemment une sous-évaluation de la quantité de terres remontées annuellement par les termites.

BILAN DES CONSTRUCTIONS ÉPIGÉES

Le tableau 12 résume les données concernant d'une part les apports de terre qui ont pu être mesurés et d'autre part les pertes par érosion pluviale. Si, comme on l'a signalé, les pertes sont comparables (environ 3 $t.ha^{-1}$ par an) à Luiswishi et à Kasangili, les remontées de terre varient presque du simple au double entre les sites. C'est ainsi qu'à Luiswishi les pertes et les remontées de terre se sont sensiblement équilibrées pendant la durée des observations; la destruction et le renouvellement d'une quantité de terre équivalente aux 24 $t.ha^{-1}$ initiales s'effectueraient donc pendant une durée de l'ordre de huit ans.

Par contre, à Kasangili, des remontées de terre équivalentes à la quantité initiale se réaliseraient en quatre ans seulement. Les termites jouent donc un rôle très actif dans l'évolution des formations superficielles. Dans les conditions actuelles au Sud-Shaba, les termites humivores et fourrageurs mobilisent annuellement plusieurs tonnes de terre par hectare. Comme les constructions épigées et les adjonctions sont édifiées en général très rapidement mais ne sont guère résistantes à l'érosion pluviale, il existe donc un recyclage de matières minérales pendant une durée, très variable selon les conditions locales, de l'ordre d'une dizaine d'années.

CYCLE ÉVOLUTIF DES TERMITIÈRES D'HUMIVORES

Depuis son apparition jusqu'à sa destruction totale, la petite termitière d'humivores parcourt un cycle évolutif très

Tableau 12. - Bilan du cycle évolutif des termitières d'humivores à Luiswishi et Kasangili de 1978 à 1984.

Apports			Pertes par érosion pluviale		
	LUISWISHI	KASANGILI		LUISWISHI	KASANGILI
Nouvelles termitières $ha^{-1}.an^{-1}$	280	533	Termitières complètement érodées (socles) $ha^{-1}.an^{-1}$	275	130
Adjonctions mesurables $ha^{-1}.an^{-1}$	325	200	Pertes par réduction des hauteurs $ha^{-1}.an^{-1}$	380	295
Socles régénérés $ha^{-1}.an^{-1}$	70	65			
Total $ha^{-1}.an^{-1}$	675	798	Total $ha^{-1}.an^{-1}$	655	425
Poids en $t.ha^{-1}.an^{-1}$	3,2	5,9	Poids en $t.ha^{-1}.an^{-1}$	3,0	3,1
Volume en $m^3.ha^{-1}.an^{-1}$	2,0	3,7	Volume en $m^3.ha^{-1}.an^{-1}$	1,9	2,0
Couche équivalente de sol en $mm.an^{-1}$	0,20	0,37	Couche équivalente de sol en $mm.an^{-1}$	0,19	0,20
Cycle complet de renouvellement (en années)	7,6	4,0	Cycle complet de destruction (en années)	7,8	7,6

complexe comparable à celui que Pullan (1979) a décrit au sujet des hautes termitières de Macrotermitinae en Zambie. La différence d'échelle des constructions entraîne des possibilités d'évolution non seulement plus rapides, mais aussi plus variées dans le cas des petites termitières. Pullan met l'accent sur le rôle particulier des grands mammifères, notamment l'éléphant, dans la destruction des tumuli. Bien que les agents biologiques, notamment les rats-taupes, contribuent également à la destruction des petites termitières, nos observations ont mis en évidence l'action prépondérante de l'érosion pluviale, en particulier du splash, dans le démantèlement des constructions épigées.

Un cas extrême (fig. 5, n° 1 vers 8) est réalisé lorsqu'un nid est détruit définitivement par une averse violente le tout premier jour de la phase épigée. Ce genre d'accident est cependant rare. Au cours de deux années d'observation, moins de 4,7 % des nouvelles termitières ont subi ce sort, soit 9 cas sur 216 durant la première année et 7 cas sur 150 durant la seconde. Les Isoptères humivores parviennent généralement à intercaler leurs activités constructrices pendant les périodes météorologiquement favorables. En outre, malgré une teneur en eau de l'ordre de 25 %, le matériau de construction est doté d'une remarquable aptitude à la dessication; 2 à 3 heures suffisent dans l'environnement des sites étudiés pour consolider la maçonnerie.

Après une phase de construction généralement très rapide, la termitière subira soit une érosion progressive (fig. 5, n° 1 vers 5), soit passera par un ou plusieurs stades d'expansion à chaque saison des pluies, avant de s'éroder graduellement (fig. 5, n° 1, vers 2 et 3, puis 4 et 8). Après chaque phase d'érosion, la termitière peut cependant être réfectionnée par ses occupants (fig. 5, n° 5, vers 6 ou 7, et 4 vers 6), voire être complètement reconstruite, alors même que la termitière semblait avoir atteint un stade irréversible de dégradation (fig. 5, n° 8 vers 9).

Il est intéressant de rappeler que même si la colonie fondatrice venait à disparaître, une reprise de la construction pourrait être effectuée, par exemple par une recolonisation de l'habitat par un nouveau couple issu de l'essaimage ou par une occupation inquiline.

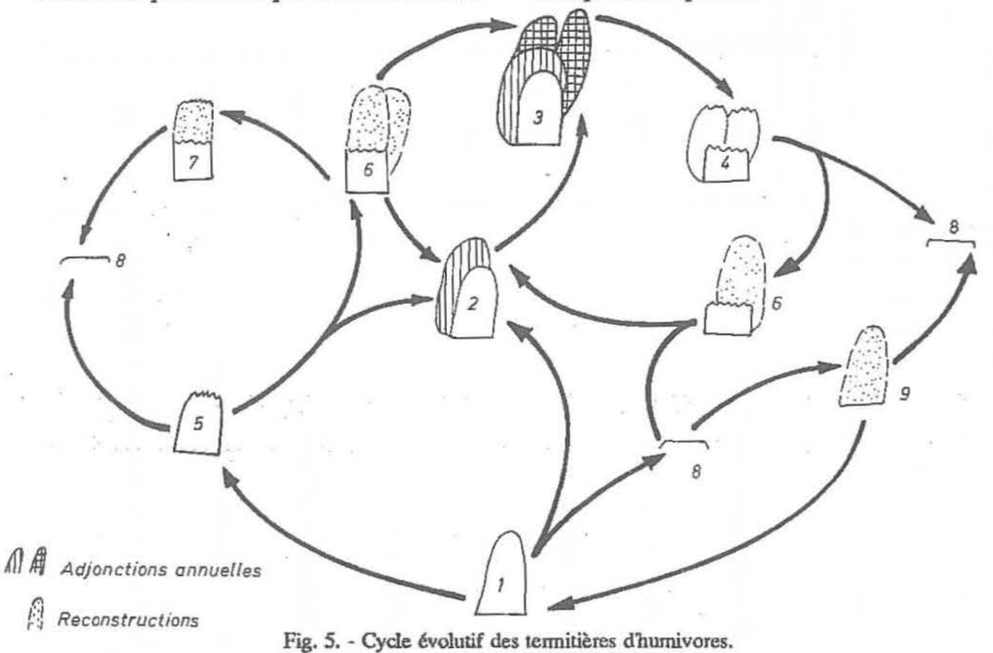


Fig. 5. - Cycle évolutif des termitières d'humivores.

DISCUSSION

Au Shaba, le nombre des petites termitières varie fortement suivant les milieux, mais elles se rencontrent surtout dans les savanes naturelles ou anthropiques, plus particulièrement sur sols mal drainés, particulièrement les dembos et en bordure de ceux-ci. Sys (1961) estimait leur densité à $300.ha^{-1}$ sur les sols bien drainés des plateaux environnant Lubumbashi et à 600 sur des sols plus humides. Des densités plus fortes encore que celles de Luiswishi et Kasangili ont été signalées dans la région, par exemple à Kando où Soyer (1983) a dénombré jusqu'à 6000 petites termitières par hectares sur un microrelief de buttes basses dans des terrains inondés saisonnièrement.

Dans d'autres régions d'Afrique, des densités variables entre 50 et 2000 petites termitières appartenant à diverses espèces ont été signalées notamment par Maldague (1964), Bouillon et Mathot (1964) au Zaïre, Bodot (1964, 1967a et b) en basse Côte-d'Ivoire, Sands (1965) au Nigéria, Coaton (in Roose, 1981) en Afrique du Sud; Ferrar (1982a, b et c) dans la réserve de Nysvlei au N. Transvaal et Roose (1981) dans les régions de Saria et de Gonsé au Burkina.

Il apparaît donc que les densités des champs de termitières de certaines savanes du Shaba sont exceptionnellement élevées. Goffinet (1976) a déjà mis l'accent sur la relation inverse entre densité des termitières de *Cubitermes* et densité du couvert forestier, en sorte que l'activité des *Cubitermes* constitue un excellent indicateur du stade d'évolution de tout écosystème auquel ils appartiennent. C'est ainsi que dans la série régressive de Luiswishi, les petites termitières sont absentes en forêt dense sèche (muhulu), de l'ordre de $1500.ha^{-1}$ en forêt claire (miombo) et d'environ $5200.ha^{-1}$ en savane arborée.

La tendance plus prononcée à la désertion des nids à Kasangili pourrait éventuellement s'expliquer par un peuplement plus vieux en voie de dégénérescence, mais rien ne permet pour le moment de vérifier cette hypothèse. Par contre, l'hydromorphie marquée du site handicape certainement le développement des colonies. En effet, pendant la période de pleine saison des pluies, de décembre à mars, une inondation temporaire des espaces entre les termitières s'observe certaines années pendant plusieurs semaines.

Il devient ainsi vraisemblable que les termites fourrageurs soient plus fréquents à Kasangili qu'à Luiswishi car la constitution de réserves alimentaires que représenteraient les brins de paille amassés dans les nids exondés les avantage pendant la période d'inondation des espaces intercaliques momentanément inaccessibles aux humivores.

De même, le pourcentage plus élevé d'inquilinisme à Kasangili découle sans doute de la probabilité accrue de survie des colonies dans une termitière déjà construite plutôt que dans une nouvelle termitière à ériger sur un sol inondé épisodiquement. L'occupation secondaire des nids ou la cohabitation chez certaines espèces de termites, dont *Trinervitermes* est par ailleurs un phénomène bien connu, qui a été signalé par plusieurs auteurs, notamment Sands (1965), Collins (1980) et Ferrar (1982b). Goffinet (1976) également a noté à Luiswishi des cas d'inquilinisme dans des compartiments séparés de la termitière entre *Cubitermes* et *Microtermes*, *Cubitermes* et *Crenetermes*, *Megagnatotermes katangensis* et *Crenetermes* et même entre termites et fourmis.

En rapport avec la complexité de la dynamique des petites termitières, il est encore intéressant de relever que malgré les modifications intervenues, les moyennes annuelles des hauteurs et des périmètres de l'ensemble des termitières (socles exclus) se sont maintenus avec des écart-types comparables pendant toute la durée des observations. Ce fait semble indiquer qu'on se trouve en présence de peuplements stabilisés dans lesquels les apports de placages, d'adjonctions et de nouvelles termitières ont tendance à com-

penser les pertes dues à l'érosion pluviale.

En ce qui concerne la morphologie des termitières la différence entre les sites de Luiswishi et de Kasangili traduit probablement l'existence d'associations spécifiques particulières. A ces caractéristiques spécifiques, il conviendrait également d'ajouter les déformations dues aux adjonctions et surtout aux placages à la base, qui modifient la morphologie de la termitière tout au long de sa croissance. Ces placages sont en effet plus épais et de loin plus fréquents à Kasangili (50 % en moyenne) qu'à Luiswishi où prédominent plutôt les ajoutes sommitales coiffant les constructions anciennes. Ces stratégies sont aussi responsables en grande partie des autres formes mineures qu'il faut considérer comme dérivées ainsi des formes initiales.

Bien que les causes exactes de cette formation de placages ne soient pas élucidées, il est vraisemblable que ce genre de structure contribue à la régulation thermique des nids. C'est en effet au Shaba durant la saison sèche chaude (septembre, octobre) qu'on voit surtout apparaître ces placages. Il est utile de rapprocher cette observation des remarques de Weir (1973), qui signale la construction de très nombreuses galeries aux parois minces sur la surface d'une termitière de *Macrotermes subhyalinus* (Rambur), en réaction à son recouvrement par du plastique. Signalons encore que la texture locale du sol influencerait également la morphologie des termitières (Harris, 1956).

Puisque ni les apports de terre par les placages ni leur érosion n'ont pu être mesurées par les méthodes utilisées, il en résulte, comme on l'a signalé, une sous-évaluation dans le bilan général du recyclage des matériaux mis en œuvre par les termites.

Une autre technique, basée sur la pesée annuelle des termitières a déjà été utilisée par Roose (1976). Malgré ses inconvénients, nous avons commencé à l'utiliser dans de nouvelles parcelles expérimentales. Elles permettra d'affiner sans doute la détermination quantitative des apports et des pertes en terre sur les termitières.

Malgré leur nombre parfois très élevé, les petites termitières ne représentent au Shaba qu'une faible partie seulement de la masse de terre immobilisée au-dessus du sol par les termites. Certains tumuli de *Macrotermes* dépassent en effet 1.000 m^3, soit plus de 1.600 tonnes pour un seul édifice. De 60 à 80 % de ces hautes termitières du Shaba sont abandonnées actuellement par les Macrotermitinae et sont sujettes à l'érosion par le splash, par ruissellement, par glissement, par creep ou par l'affouillement par des animaux. Néanmoins, la masse de 24 $t.ha^{-1}$ de terre constituée par les petites termitières dans certains sols du Shaba est très élevée par comparaison avec celle des constructions semblables dans d'autres régions. Rappelons les cas de Yangambi avec 17 $t.ha^{-1}$ (Maldague, 1964, 1970), de Saria et de Gonsé avec 6 à 9 $t.ha^{-1}$ (Roose, 1981) ou encore de Nysvlei avec 2 à 2,6 $t.ha^{-1}$ (Ferrar, 1982c). De plus, contrairement aux tumuli, le matériel des petites termitières est impliqué dans un cycle de l'ordre d'une dizaine d'années dans les conditions actuelles.

Il est intéressant de noter que non seulement la masse de terre immobilisée dans les constructions épigées en 1978 était sensiblement la même à Luiswishi et à Kasangili, mais encore le rythme d'érosion a été similaire; la destruction de l'équivalent de 24 t de terre de termitières s'effectuerait dans les deux cas en environ 8 ans. Il apparaît ainsi que la pluie, principal agent d'érosion dont l'efficacité a déjà été mesurée dans divers milieux caractéristiques des environs de Lubumbashi (Soyer *et al.* 1982; Miti *et al.* 1984), exerce les mêmes effets dans les deux sites. Par contre, les différences dans les apports sont considérables d'un site à l'autre et même d'une année à l'autre dans un même endroit. Comme l'ont bien montré d'autres études, le dynamisme des colonies de termites peut en effet varier

dans de grandes proportions en peu de temps. Lepage (1984) a noté, par exemple, au NE de la Côte-d'Ivoire, une mortalité de 94 % en deux ans dans les nids de *Macrotermes bellicosus;* dans ce cas, les facteurs climatiques ne semblent pas en cause ni l'intervention humaine, mais vraisemblablement des raids de fourmis Dorylines. Cette action rapide de destruction par ces fourmis avait déjà été soulignée par Bodot (1961), qui affirmait que l'anéantissement d'une colonie de *M. bellicosus* pouvait s'opérer probablement en une seule nuit. La précarité des populations de termites est confirmée par Darlington (1982) qui évalue la mortalité des colonies de *M. michaelseni* (Sjostedt) à 50 % par an. C'est donc avec prudence qu'il faut avancer qu'au Shaba, l'apport moyen de terre équivalent à une couche de 0,20-0,37 mm par an représenterait le brassage par les termites humivores de 20 à 37 cm par millénaire.

Ces évaluations peuvent être cependant rapprochées de celles concernant l'activité des termites de N Queensland en Australie, où domine *Amitermes vitiosus*. Holt *et al.* (1980) estiment qu'une génération de termitières implique la mise en œuvre de 20 $t.ha^{-1}$ en sorte que l'accumulation de terre est évaluée à 0,025-0,50 mm par an. Bien que la densité des termitières ne s'élève qu'à 283 ha^{-1}, la masse étalée sur le sol représenterait une couche de 1,25 mm d'épaisseur, analogue à celle qui a été constatée dans les champs de termitières au Shaba (1,5 mm).

Si on tient compte que ces termites au Shaba utilisent préférentiellement des particules supérieures à 500 µm dans une proportion de 15 à 20 % (Aloni, 1975) pour la construction des termitières, il se produit un enrichissement textural en sable des horizons superficiels d'environ 300 à 415 kg ha^{-1} par an.

CONCLUSIONS

L'importance du rôle des termites dans la dynamique et l'équilibre des sols tropicaux a été soulignée depuis longtemps (Lee & Wood, 1971) par les pédologues, les géomorphologues et les biologistes qui travaillent dans ces régions.

Dans les biotopes de Luiswishi et de Kasangili, semblables à de nombreux autres sites au Shaba, la densité du peuplement et la dynamique des termitières ont montré que de grandes quantités de matériaux sont susceptibles d'être mises en œuvre par les termites bâtisseurs de nids de petite taille.

Examinés d'un point de vue statique, les champs de termitières étudiés représentent en effet une immobilisation d'environ 24 $t.ha^{-1}$ de terre au-dessus de la surface du sol.

L'érosion est essentiellement pluviale et affecte d'abord le sommet des constructions épigées. Celles-ci sont rapidement dégradées après une ou deux saisons des pluies. On peut évaluer les pertes en terre à plus de 3 $t.ha^{-1}$ par an.

Tout comme l'érosion des termitières, leur construction est nettement saisonnière. La période d'édification des nouvelles termitières est même essentiellement concentrée au début de la saison des pluies.

Comme il fallait s'y attendre, une grande variabilité spatiale et temporelle a été observée dans l'évolution des termitières. Il faut compter cependant une période d'une dizaine d'années pour un recyclage complet des matériaux incorporés dans les constructions épigées, ce qui représente une bioturbation d'une couche équivalente de sol de 20 à 37 cm par millénaire.

Bien que dans la dynamique des sols tropicaux, on ne puisse attribuer aux termites humivores bâtisseurs des petites termitières un rôle comparable à celui des Macrotermitinae qui ont construit d'énormes tumuli impliquant une action pédogénétique importante dans les horizons profonds, leur contribution au recyclage des formations superficielles est cumulativement très importante.

RÉFÉRENCES

Aloni, K. 1975. *Influence de l'activité des termites sur la constitution des terrains superficiels dans une région de savane (Shaba méridional).* Thèse doct., Fac. Sc. Agron. Gembloux, 530 pp.

Aloni, K., Binzangi, K., Dikumbwa, N., Lootens, M. & Malaisse, F. 1981. A propos des volumes apparent et réel des hautes termitières au Shaba méridional (Zaïre), *Geo-Eco-Trop* 5: 251-265.

Bodot, P. 1961. La destruction des termitières de *Bellicositermes natalensis* Hav., par une fourmi *Dorylus (Typhlopone) dentifrons* Wasmann. *C.R. Hebd. séanc. Acad. Sci. Paris,* 253D: 3053-3054.

———. 1964. Études écologiques et biologiques des termites africains. *In:* Bouillon, A. (ed.), *Études sur les termites africains,* Univ. Léopoldville, Kinshasa, pp. 251-262.

———. 1967a. Étude écologique des termites de savanes de basse Côte-d'Ivoire. *Insectes Soc.* 14: 229-258.

———. 1967b. Cycles saisonniers d'activité collective des termites des savanes de basse Côte-d'Ivoire. *Insectes Soc.* 14: 359-388.

Bouillon, A. 1958. Les termites du Katanga. *Naturalistes Belg.* 39: 198-209.

Bouillon, A. & Mathot, G. 1964. Quel est ce termite africain? *Zooleo,* (Univ. Léopoldville) 1: 115 pp.

Bultot, F. 1950. *Carte des zones climatiques du Congo Belge établie d'après les critères de Köppen.* Publs. *I.N.E.A.C.*, n° 2, 16 pp.

Collins, N.M. 1980. Inhabitation of Epigeal Termite (Isoptera) Nests by Secondary Termites in Cameroun Rain Forest. *Sociobiology,* 5: 47-53.

Darlington, J.P.E.C. 1982. Population Dynamics in an African Fungus Growing Termite. *In:* Breed, M.D., Michener, C.D. & Evans, H.E., *The Biology of Social Insects,* Westview Press, Colorado, pp. 54-58.

Ferrar, P. 1982a. Termites of South African Savanna. 1. List of Species and Subhabitat preferences. *Oecologia (Berl.)* 52: 125-132.

———. 1982b. Termites of South African Savanna. 2. Densities and Populations of Smaller Mounds, and Seasonality of Breeding. *Oecologia (Berl.)* 52: 133-138.

———. 1982c. Termites of South African Savanna. 4. Subterranean Populations, Mass determinations and Biomass Estimations. *Oecologia (Berl.)* 52: 147-151.

Goffinet, G. 1973. *Synécologie comparée des milieux édaphiques de quatre écosystèmes caractéristiques du Haut-Shaba (Zaïre).* Thèse doct., Univ. Liège.

———. 1975. Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaïre). I. Caractéristiques écotopiques et synécologie comparée des zoocénoses intercaliques. *Revue Écol. Biol. Sol.,* 12: 691-722.

———. 1976. Écologie édaphique des écosystèmes naturels du Haut-Shaba (Zaïre). III. Les peuplements en termites épigés au niveau des latosols. *Revue Écol. Biol. Sol.* 13: 459-475.

Grassé, P.P. 1949. Ordre des Isoptères ou Termites. *In:* Grassé, P.-P. (ed.), *Traité de Zoologie,* Masson, Paris, pp. 408-544.

Harris, W.V. 1956. Termite Mound Building. *Insectes Soc.* 3: 261-268.

Holt, A., Coventry, R.J. & Sinclair, D.F. 1980. Some Aspects of the Biology and Pedological Significance of Mound-Building Termites in a Red and Yellow Earth Landscape near Charters Towers, North Queensland. *Australian J. Soil Research,* 18: 87-109.

Jottrand, M. & Detilleux, E. 1959. Le problème des termitières dans la région d'Elisabethville. *Bull. Information I.N.E.A.C.* 8: 111-129.

Leblanc, M. & Malaisse, F. 1978. *Lubumbashi, un écosystème urbain tropical.* Univ. Nat. Zaïre, Centre Internat. Sémiologie, Lubumbashi, 166 p.

Lee, K.E. & Wood, T.G. *Termites and Soil.* Academic Press, London, 251 pp.

Lepage, M. 1984. Distribution, Density and Evolution of *Macrotermes bellicosus* Nests (Isoptera: Macrotermitinae) in the North-East of Ivory Coast. *J. anim. Ecol.* 53: 107-117.

Lubuimi, M. 1984. *Aspects éco-pédologiques de la bioturbation des sols par les termites et rats-taupes.* Mém. lic., Fac. Sc., Univ. Lubumbashi (inédit). 62 pp.

Malaisse, F. 1973. Contribution à l'étude de l'écosystème forêt-claire (miombo): le projet Miombo. *Ann. Univ. Abidjan, sér. E, Ecologie* 6: 227-250.

———. 1976. De l'origine de la flore

termitophile du Haut-Shaba (Zaïre). *In:* Miège, J. et Stork, A (ed.), *Origine des flores africaine et malgache*. C.R. 8ème réunion A.E.T.F.A.T., vol. 2 *Boissiera* 24b: 505-513.

———. 1978. The Miombo Ecosystem. *In: Tropical Forest Ecosystems;* a state-of-knowledge report prepared by Unesco-Unep-Fao, Unesco, Paris, *Natural Resources Research,* 14: 589-606.

Maldague, M. 1959. Analyse des sols et matériaux de termitières du Congo Belge. *Insectes Soc.* 6: 343-359.

———. 1964. Importance des populations de termites dans les sols équatoriaux. *Proc. 8th Int. Cong. Soil Sc.*, Bucarest 3 (24): 743-751.

Miti, T., Soyer, J. et Aloni, K. 1984. Splash en milieux subnaturels de région tropicale (Shaba, Zaïre), *Z. Geomorphol.*, 49 (suppl.): 75-86.

Pullan, R.A. 1979. Termite Hills in Africa: their Characteristics and Evolution. *Catena*, 6: 267-291.

Roose, E.J. 1976. *Contribution à l'étude de l'influence de la mésofaune sur la pédogenèse actuelle en milieu tropical.* Rapport O.R.S.T.O.M., Abidjan, 36 pp.

———. 1981. *Dynamique actuelle des sols ferrallitiques et ferrugineux tropicaux d'Afrique occidentale.* Trav. et Doc. ORSTOM, Paris, 130: 569 pp.

Sands W.A. 1965. Termite Distribution in Man-Modified Habitats in West Africa, with special reference to Species Segregation in the genus *Trinervitermes* (Isoptera, Termitidae, Nasutitermitinae). *J. anim. Ecol.*, 34: 557-571.

Soyer, J. 1983. Microrelief de buttes basses sur sols inondés saisonnièrement au Sud-Shaba (Zaïre). *Catena,* 10: 253-265.

Soyer, J., Miti, T. et Aloni, K. 1982. Effets comparés de l'érosion pluviale en milieu péri-urbain de région tropicale (Lubumbashi, Shaba, Zaïre). *Revue Géomorphol. Dyn.* 31: 71-80.

Sys, C. 1957. L'aménagement des sols de la région d'Elisabethville d'après leurs caractéristiques morphologiques et analytiques. *Bull. Agric. Congo Belge,* 48: 1425-1432.

———. 1961. *Het verband tussen morfologie en genetische opbouw van het bodem profiel in Hoge Katanga.* Thèse doct., Univ. Gent, 234 pp.

Weir, J.S. 1973. Air flow, Evaporation and Mineral Accumulation in Mounds of *Macrotermes subhyalinus* (Rambur). *J. anim. Ecol.*, 42: 509-520.

(Manuscrit reçu le 10 décembre 1985, revu le 15 décembre 1986, accepté le 22 décembre 1986).